植 物 分 类 学 报　43(1): 37–49(2005)
Acta Phytotaxonomica Sinica

草豆蔻传粉生物学的研究

[1,2] 王英强　[1] 张奠湘*　[1] 陈忠毅
[1](中国科学院华南植物园　广州 510650)
[2](仲恺农业技术学院　广州 510225)

Pollination biology of *Alpinia hainanensis* (Zingiberaceae)

[1,2]WANG Ying-Qiang　[1]ZHANG Dian-Xiang*　[1]CHEN Zhong-Yi
[1](*South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China)
[2](*Zhongkai Agrotechnical College*, Guangzhou 510225, China)

Abstract Comparative studies on pollination biology of two floral morphs in *Alpinia hainanensis* were carried out in Hainan Province and Guangzhou, Guangdong Province, southern China. Populations of *A. hainanensis* have two floral morphs and the behaviors of stylar movements in the two floral morphs are similar to those found in other species of *Alpinia* previously reported. However, the stylar movement behavior of the cataflexistylous morph is 2 h slower than that of the anaflexistylous morph. There are some asynchronous stylar movements on the same floral morph, even on the same inflorescence. Yet, all anthers of the anaflexistylous floral morphs dehisce only after all stigmas of the same phenotype have moved out of the receptive position, viz., above the anthers. Our results indicate that the anaflexistylous morph has more pollen grains per flower, higher pollen/ovule ratio (P/O), and larger nectar volume than the cataflexistylous morph, while approximately equal ovule numbers, sugar and amino acid concentration. Field experiments indicate that the fruit sets are significantly high in both artificially out-crossed and self-pollinated flowers, while no fruit set was observed in bagged emasculated flowers and the unpollinated bagged flowers. These facts exhibit that *A. hainanensis* is self-compatible and there is no self-pollination and agamospermy in the species. There are significant differences in the fruit sets among the anaflexistylous flowers with hand-pollination treatments at different times during the day, but not in the cataflexistylous flowers. The fruit set by hand pollination is much higher than that under natural condition. This means that *A. hainanensis* is dependent upon insects for pollination, and insufficiency of pollinators limited fruit set under natural condition. The effective pollinators were *Ameglla* sp. and two species of carpenter bees (*Xylocopa* sp.). However, only fewer insects at a lower frequency visited flowers of *A. hainanensis* in nature. The breeding system of *A. hainanensis* is xenogamy with flexistyly.

Key words *Alpinia hainanensis*, floral biology, flexistyly, pollination, breeding system.

摘要　比较研究了花柱卷曲性植物草豆蔻 *Alpinia hainanensis*两种表型(上举型和下垂型)的传粉生物学特性。结果表明:草豆蔻的花柱卷曲运动节律与其他已报道的山姜属*Alpinia*植物基本一致,而下垂型花的花柱卷曲运动明显滞后于上举型花约2 h。草豆蔻的花柱卷曲运动中存在一些不同步的现象,甚至在同一花序上的两朵花的花柱运动节律亦会表现出不一致的现象,但上举型花的花药开裂时间却严格同步,都发生在同类型个体的柱头全部位于花药上方之后进行。草豆蔻上举型花的花蜜分泌量、单花花粉量、花粉/胚珠比率(P/O)均明显比下垂型花多,而两种表型的胚珠数、花蜜糖含量、氨基酸含量无显著差异。在草

———————————

2004-04-06 收稿, 2004-09-17 收修改稿。
基金项目:科技部基础研究重大项目前期研究专项(2001CCA00300)(Supported by the State Key Basic Research and Development Plan of China (Grant No. 2001CCA00300)).
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: dx-zhang@scib.ac.cn; Tel.: 020-37252582)。

豆蔻的单花期内不同时间段进行人工授粉,上举型花在其柱头位于花药下方时进行人工授粉,其结实率明显比柱头位于花药上方时人工授粉的处理高,下垂型花则没有显著差异。在自然居群中,草豆蔻的主要传粉者是无垫蜂*Ameglla* sp.和两种木蜂*Xylocopa* sp.,但存在传粉者不足而影响结实率的现象。完全套袋、去雄和去雌(去柱头)处理的均不结实,表明草豆蔻中不存在无融合生殖、主动自花授粉和滞后自交的生殖保障现象。而人工自交和异交均具有较高的结实率,表明草豆蔻为自交亲和植物。草豆蔻的繁育系统是具花柱卷曲性运动的异花授粉的交配系统。
关键词　草豆蔻; 开花生物学; 花柱卷曲性; 传粉; 繁育系统

异交是形成繁育系统中传粉多样性的主要动力,有花植物发展了许多避免自交、促进异交的机制:雌雄异株(dioecy)、雌雄异熟(dichogamy)、异型花(herkogamy)、花柱对生(enantiostyly)、花柱异长(heterostyly)和自交不亲和(self-incompatibility)等(Richards, 1997)。花柱卷曲性运动(flexistyly)是最近在姜科Zingiberaceae的豆蔻属*Amomum* Roxb.和山姜属*Alpinia* Roxb.一些种中发现的一种运动性的远交机制(Cui et al., 1996; Li et al., 2001)。这类植物的种群中具有两种独特的表现型,其差异表现在开花行为的不同:柱头下垂型(cataflexistyle)个体在刚开花时其柱头向上反卷,位于已开裂的花药上方,到中午开始向下运动,下午则位于花药下方;柱头上举型(anaflexistyle)个体的柱头在开花初期向花冠内卷曲,位于未开裂的花药和唇瓣之间,中午开始向上运动,当柱头上举到花药上方后,花药开裂,花粉开始散发。两种个体的开花行为是同步的,通过两种柱头反向运动这一独特的开花行为,植物成功地避免了同种表现型内的自交(Li et al., 2001)。关于花柱卷曲性机理现在尚未有深入的研究。Cui等(1996)认为花柱卷曲运动是由等位基因控制和受阳光的调节,并推测光敏色素起了关键的作用。张玲和李庆军(2002)亦认为这一机制是由一对等位基因控制的。李庆军等(2001; Li et al., 2001)研究发现两种花型的柱头运动时间和速度与当天的天气状况有关,但同一天两种花型的柱头运动都是严格同步的。本文对草豆蔻的野外自然居群和植物园的半栽培状态的居群中的两种表型进行了比较研究,旨在探讨草豆蔻两种花型花柱运动的节律、开花生物学特性的差异及其繁育系统的特性,为花柱卷曲运动机制的研究提供一些新的资料。本研究的主要目的是阐明如下几个问题:(1)两种花型的花柱卷曲运动节律;(2)与传粉有关的一些生物学特性如花粉活性、柱头可授性、花粉/胚珠比率(P/O)、花蜜分泌量、糖含量、氨基酸含量在两种花型中是否存在差异;(3)主要传粉昆虫种类及其访花节律在两种花型中是否存在差异;(4)与花柱运动节律对应,在单花花期不同时间进行人工授粉,其结实率是否存在差异;(5)是否存在自交亲和性和滞后自交(delayed selfing)现象。

1　材料和方法

1.1　研究植物和观察地点

本研究的野外观察和实验工作主要在2002年4月4-7日在海南甘什岭自然保护区(109º35' E,18º17' N)和2002年、2003年的3-7月间在中国科学院华南植物园(113º21' E, 23º11' N)进行。

草豆蔻*Alpinia hainanensis* K. Schum.为姜科山姜属多年生草本植物,株高达3 m,分布于广东、海南、广西,生于山地疏林或密林内。草豆蔻花序为总状花序,顶生,直立,通常单花

花期为1 d,每天同一花序一般开放2-6朵花。通常授粉70-80 d后果实才成熟。花期4-6月,果期5-8月。

1.2 开花生物学特性的观察

在海南甘什岭自然保护区和华南植物园2个草豆蔻居群中,两种表型分别随机选取10-15株植物已开放的花序进行标记,观察其单花和单株的开花特性。从7:30至18:30,每隔2 h观察记录每一朵花的柱头位置、花药开裂时间以及唇瓣和花冠的形态变化。

1.3 花粉活力与柱头可授性的检测

从7:30至17:30,每隔3 h采集不同发育时期的新鲜花备用。花粉活性和柱头可授性均采用MTT法测定(Dafni,1992)。每次检测20朵花,重复3次。

1.4 单花花粉量、胚珠数和花粉/胚珠比率**(P/O)**的测定

随机选取草豆蔻上举型和下垂型个体即将开放的花蕾(花药未开裂)各20朵(每株只采1朵),固定于FAA中,带回实验室备用。从花芽中取下花药,用1.0 mL/L HCl软化花药壁,然后解剖花药,将全部花粉移入一个有刻度的离心管,用蒸馏水定容至1 mL。在振荡器下振荡60 s后,用移液枪吸取1 μL的花粉液于载玻片上。每个花药重复10次,在显微镜下观察并统计花粉数。同时将每朵花的子房置于载玻片上在解剖镜(40×)下进行解剖,观察并统计胚珠数。每一朵花的P/O比率用其花药中的花粉量除以其子房中的胚珠数得出。

1.5 花蜜分泌节律,花蜜糖含量**(%)**、氨基酸含量的测定

在海南甘什岭居群中从7:30-18:00 间,每隔2-3 h用10-40 μL微吸管分别测量两种表型各20朵开花前套袋和不套袋花的花蜜量(每株只采1朵),每次测量新的花。同时用手持式折光仪直接测定花蜜糖含量(%);花蜜氨基酸含量测定采用Dafni (1992)的方法。

1.6 访花昆虫及其行为观察

在海南甘什岭居群和中国科学院华南植物园居群中分别随机标记5株已开放的花序进行连续观察2–3 d,对海南甘什岭居群中两种表型分别进行观察,华南植物园居群则不分表型进行观察。统计每30 min或1 h时程内在标记的花序上各种访花昆虫的数量,对每种昆虫的访花行为进行摄影、描述。记录在每花序的访花动物的种类、访问频率、停留时间。并捕捉昆虫作凭证标本。

1.7 传粉效率检测

为了检测访花昆虫效率,我们检测了草豆蔻花第一次受昆虫访问后其柱头的花粉数(各处理分别检测10朵花):在居群中,傍晚时将花序套袋,第二天开花后在柱头处于授粉位置时(上举型于8:30-11:00;下垂型于16:00-17:30)解开袋,当第一次受昆虫访问后立即将花摘下,并捕捉昆虫作标本。在解剖镜(40×)下检测草豆蔻花柱头的花粉数。

1.8 人工授粉实验

为了检测草豆蔻的繁育系统和在单花花期内不同时间段授粉的效果,在2002和2003年花期内我们在中国科学院华南植物园草豆蔻上举型个体和下垂型个体中分别设立如下几个处理进行人工授粉实验和统计结实率(各处理5-10个花序,每花序处理5-10朵花):(1)自然对照(CK),不作任何处理,挂牌直至结果;(2)即将开之花去雄,套袋;(3)即将开之花去雌(去柱头),套袋;(4)在上举型个体中,开花之前套袋,花开之后在8:30、12:00和15:30等时间分别进行人工异花授粉(♂下弯型×♀上举型),套袋;(5)在下垂型个体中,花开之前套袋,

花开之后在10:30、14:00和16:30等时间分别进行人工自花(同株)授粉,套袋;(6)花开之前套袋,直至花凋谢,并记录花朵数/序。

2 结果和分析

2.1 草豆蔻开花特性和花柱卷曲性运动节律及其异常现象

草豆蔻和其他山姜属植物一样具有花柱卷曲性运动,表现出两种类型个体(图1:A,B):上举型和下垂型,其运动节律(图2)与其他已报道的山姜属植物(李庆军等, 2001; Li et al.,

图**1** 草豆蔻花及其传粉者 **A.** 下垂型花 (上午)。**B.** 上举型花 (上午)。**C.** 上举型花凋谢后柱头卷曲情况。**D.** 下垂型花凋谢后柱头卷曲情况。**E.** 同一花序的上举型花柱头卷曲运动同步进行。**F.** 同一花序的上举型花柱头卷曲运动不同步进行。**G.** 木蜂3号访花时吸蜜。**H.** 木蜂2号访花时吸蜜。**I.** 木蜂1号访花。标尺=1 cm。

Fig. 1. Flowers and pollinators of *Alpinia hainanensis*. **A**, A cataflexistylous flower in morning. **B**, An anaflexistylous flower in morning. **C**, The anaflexistylous flower in the second day after fading. **D**, The cataflexistyle flower in the second day after fading. **E**, The synchronous stylar movements of the anaflexistylous flowers on the same inflorescence. **F**, The asynchronous stylar movements of the anaflexistylous flowers on the same inflorescence. **G**, A *Xylocopa* sp. 3 visiting a flower for nectar. **H**, A *Xylocopa* sp. 2 visiting a flower for nectar. **I**, A *Xylocopa* sp. 1 visiting a flower. Scale bar=1 cm.

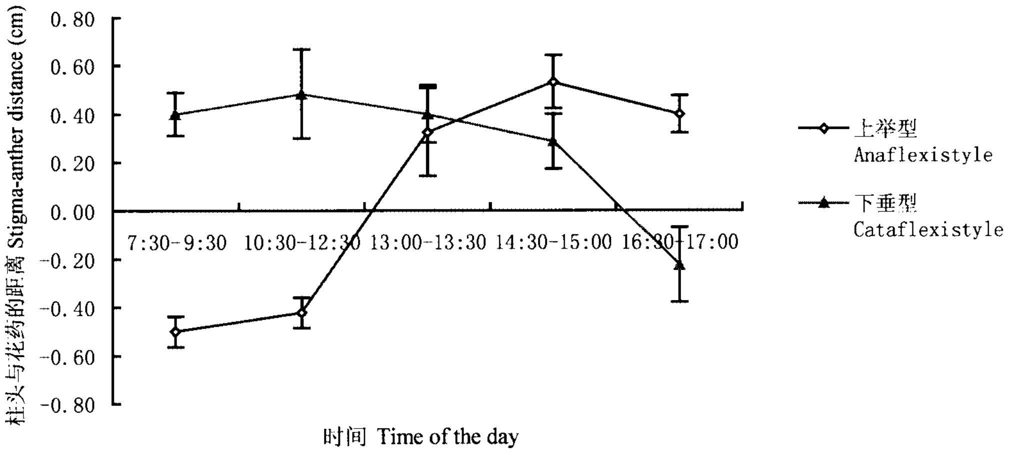

图2　草豆蔻花柱运动节律 (mean±sd, *n*=20)

Fig. 2.　The stigma movement of *Alpinia hainanensis* during a single day of flowering (mean±sd, *n*=20).

2001; Li et al., 2002; Zhang et al., 2003)基本一致。上举型花在12:00以前柱头位于花药的下方,至13:00柱头向上卷曲运动,位于花药上方0.1-0.6 (0.33±0.18) cm,但花药未开裂,直至15:00以后,花药才陆续开裂散发花粉;下垂型个体在15:00以前,其柱头位于花药的上方。其后,柱头开始向下弯卷运动,16:30-17:00间柱头下垂至位于花药下方0-0.4 cm处。下垂型花的花柱运动节律较上举型花滞后约2 h。

总体上,同一表现型个体的花柱卷曲性运动节律基本一致(图1:E),但存在一些异常现象:在海南甘什岭居群上举型个体中,我们发现有2株植物在同一花序的两朵花分别表现出不同的花柱运动节律(图1:F)。其中一株在13:00时一朵花的柱头向上卷曲至与花药等高,而另一朵花的柱头则向上卷曲至位于花药上位约0.6 cm处,两者花药均未开裂,直至15:30以后两者的花药才开裂散发出花粉,此时两者的柱头均位于花药上方;另一植株在15:00时,一朵花的柱头已向上卷曲至位于花药上方约0.7 cm处,而另一朵花却尚未向上卷曲而位于花药下方,两者的花药均未开裂。至16:30以后,两者的花药均已开裂,柱头均已卷曲向上,位于花药的上方。此外,还有一植株在10:30时,当其他上举型个体的柱头尚未卷曲向上运动时,其上的2朵花的柱头却向上卷曲至与花药等高的位置,但花药未开裂,至15:30以后花药才开裂散发花粉。在下垂型个体中,亦存在不同步的花柱卷曲运动情况。在15:00时,白苞的下垂型个体柱头尚未向下卷曲而位于花药上方,但红苞的下垂型个体已向下卷曲至位于花药的下方。以上情况表明,无论是上举型或下垂型个体均存在一定程度的花柱卷曲运动的不同步现象。但是,无论花柱运动是同步或不同步,上举型花的花药开裂时间却是同步的,均发生在所有个体的柱头已卷曲至花药上方之后才开裂散发花粉。在中国科学院华南植物园草豆蔻居群中亦出现了相似的花柱卷曲运动不同步的现象,但上举型花的花药开裂时间同样是严格同步的,都发生在同类型个体的柱头全部位于花药上方之后进行。

2.2　花粉活性、柱头可授性变化

草豆蔻的上举型和下垂型花的花粉活性的变化曲线相同(图3)。单花花期当天内,两者的花粉活性均保持在100%,第二天花凋谢后约9:00时上举型和下垂型花的花粉活性分别

下降到65.13%和56.51%,第三天约10:30时分别下降至28.43%和39.06%。而上举型和下垂型花的柱头可授性变化情况亦表现出一致性:在单花期当天和第二天花凋谢后10:00以前,其柱头可授性均保持在100%,而在第三天时两者的柱头可授性尚较高,分别为75%和90%。

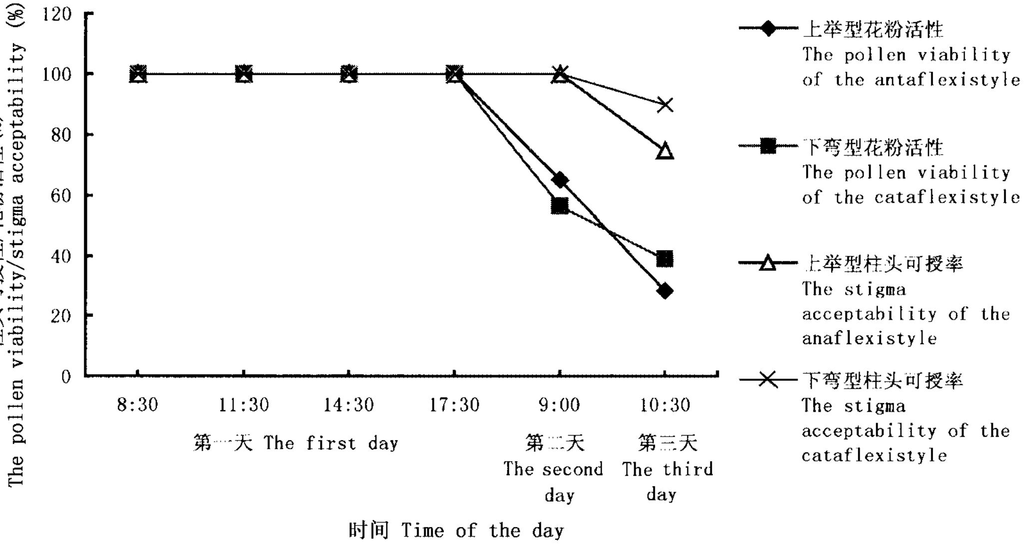

图3 草豆蔻柱头、花粉活性变化
Fig. 3. Changes of pollen viability and stigma acceptability of *Alpinia hainanensis*.

2.3 单花花粉量、胚珠数及P/O

从表1可以看出,草豆蔻两种花型的单花花粉量和P/O差异显著(P<0.05),上举型花的单花花粉量比下垂型花多,而两者的胚珠数差异不显著(P=0.415),因而上举型花P/O值比下垂型花的高。

2.4 花蜜分泌节律,花蜜糖含量(%)、氨基酸含量变化

从图4看,无论是上举型花还是下垂型花其花蜜分泌量(套袋)在7:30以前均较低。随后,两种表型的花蜜分泌量均随着开花时间的延长而增加,平均花蜜分泌量上举型个体(42.36 ± 19.41 μL)比下垂型个体(26.54±7.70 μL)多,差异显著(t =3.3881, P<0.05)。而下垂型的花蜜糖含量(40.39%±0.87%,CF=2.15)和上举型的花蜜糖含量(41.88%±0.84%,CF=2.01)在花期当天内均变化不显著(图4)。两种表型的花蜜氨基酸含量在花期当天内均保持不变(均为0.49 mg/mL)。

自然状态下(不套袋)草豆蔻的花蜜分泌量的变化(图4)与访花昆虫访花节律存在一定的相关性。上举型个体在11:00以前花蜜量随开花时间的延长而增加,其后在12:00及15:30出现了昆虫访花吸蜜高峰期(图5),花蜜量减少,出现了一个低谷期,以后由于访花者减少花蜜量增加;而下垂型个体的花蜜量随开花时间的延长而增加,这是由于昆虫访花高峰期出现在早上,以后访花昆虫稀少(图5)。因而,其花中的花蜜逐渐积累。

表1　草豆蔻的单花花粉量、胚珠数及花粉/胚珠比率(P/O) (mean±sd, *n*=20)

Table 1　Comparison of pollen number and pollen/ovule ratio (P/O) per flower between the cataflexistyle morph and the anaflexistyle morph in *Alpinia hainanensis* (mean±sd, *n*=20)

类型 Morphs	每朵花的花粉数 Pollen grains per flower	每朵花的胚珠数 Ovules per flower	花粉/胚珠比率 P/O ratio per flower
上举型 Anaflexistyle	52170±11975.00	179.00±36.80	301.63±108.20
下垂型 Cataflexistyle	32490±6328.42	182.22±28.36	184.00±29.57
检测花数 *n*	20	20	20
T (*t* -test)	9.6625	0.2192	3.3163
P	<0.005	0.415	<0.005

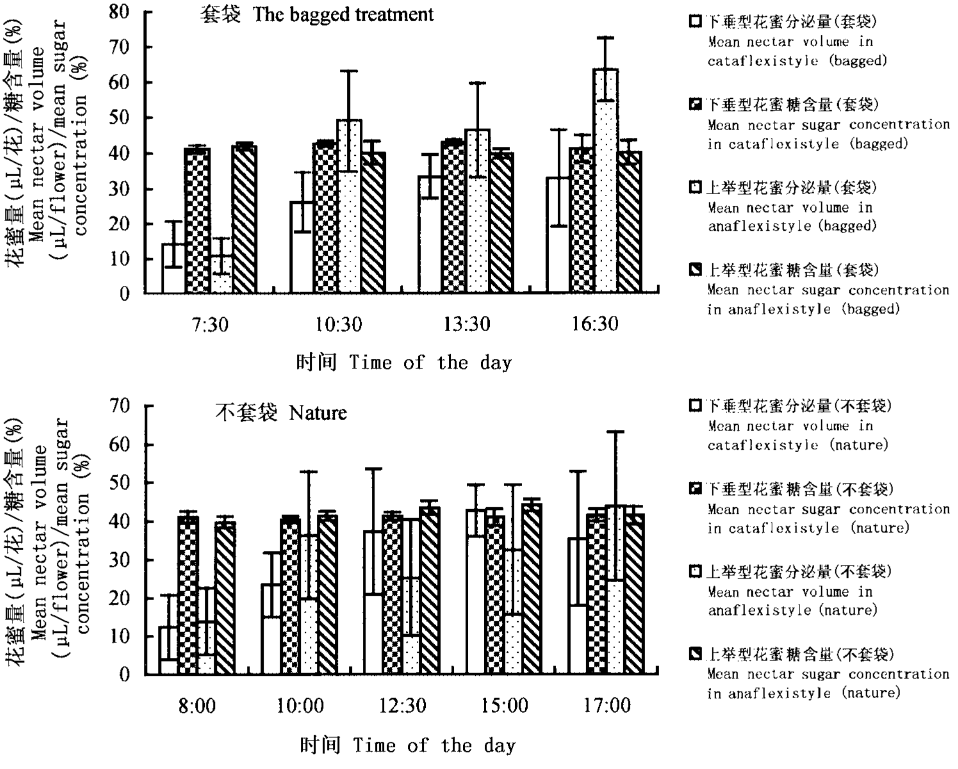

图4　草豆蔻花蜜分泌量和糖含量的变化(海南甘什岭)(mean±sd, *n*=20)

Fig. 4.　Changes in mean nectar volume, sugar concentration of *Alpinia hainanensis* during the day in Hainan (mean±sd, *n*=20).

2.5　访花昆虫及其行为

在野生状态下,海南甘什岭居群中草豆蔻的访花昆虫有:蜜蜂*Apide* sp. 1、无垫蜂*Ameglla* sp.、蝶类、小花蜂*Apide* sp. 5、木蜂3号*Xylocopa* sp. 3、木蜂1号*Xylocopa* sp. 1、蚂蚁。其中稳定的、访花频率相对较高的只有无垫蜂、小花蜂和木蜂3号,它们访花的目的都是吸蜜,访花时均从唇瓣正前方坐落、进入花内吸蜜。木蜂体形较大,访花时背部顶住花药或柱头(图1:G,H,I),达到传粉的效果,木蜂访花时单花停留1-2 s。而无垫蜂和小花蜂体形较小,

尤其是小花蜂,往往接触不到花药或柱头。无垫蜂访花时停留2-8 s,小花蜂停留2-10 s。蝶类访花时坐落唇瓣前方,通过长长的喙吸蜜而不接触花药和柱头,因此,传粉的可能性不大。

观察结果(图5)表明野生状态下,甘什岭居群中草豆蔻的访花昆虫的访花频率很低,3种主要访花昆虫的访花频率之和最高值在上举型个体中小于2次/h,而在下垂型个体中亦仅为4.3次/h。两种花型的主要访花昆虫种类是相同的,主要访花昆虫在两种花型的访花节律基本一致(图5)。访花昆虫的访花高峰期主要出现在9:00-12:00和15:30-16:30,而此期间正是上举型个体的柱头处于授粉位置和花药散发花粉,下垂型个体花药散发花粉和柱头处于可授粉位置的时期。无垫蜂和小花蜂的访花行为全天出现,而木蜂3号的访花主要出现在16:30以前。蜜蜂、木蜂1号、蝶类、蝇类等均是偶然访花者。

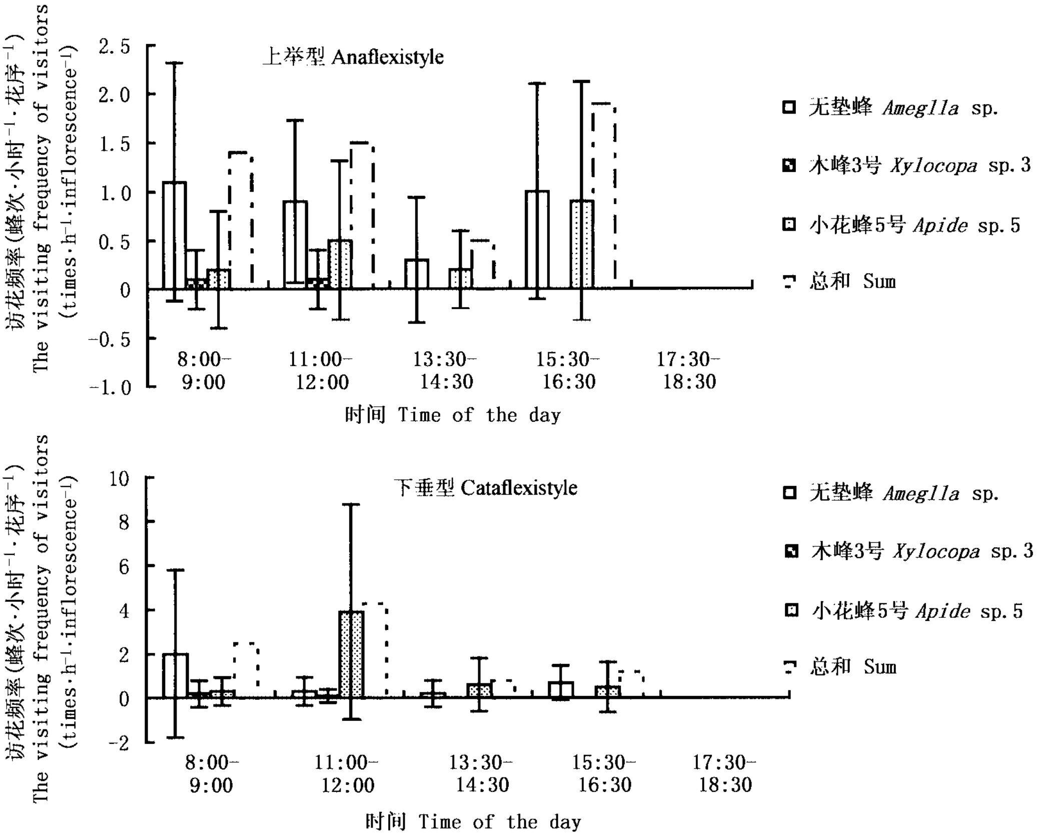

图5 草豆蔻访花昆虫的访花频率(海南甘什岭) (mean±sd, *n*=5)

Fig. 5. The visiting frequency of visitors to flowers of *Alpinia hainanensis* in Hainan (mean±sd, *n*=5)

在中国科学院华南植物园居群中,访花昆虫主要是木蜂2号和木蜂3号,它们的访花行为主要出现在11:00以后,木蜂2号的访花高峰期出现在13:30-14:30和17:00-17:30,分别为12次/30 min和8次/30 min,而木蜂3号的访花高峰期出现在15:30-16:30,达5.2次/30 min(图

6)。其他访花者有无垫蜂、小花蜂、木蜂1号、蝶类、黄蜂*Vespidae* sp.、蜜蜂和蚂蚁等,均是偶尔访花者。

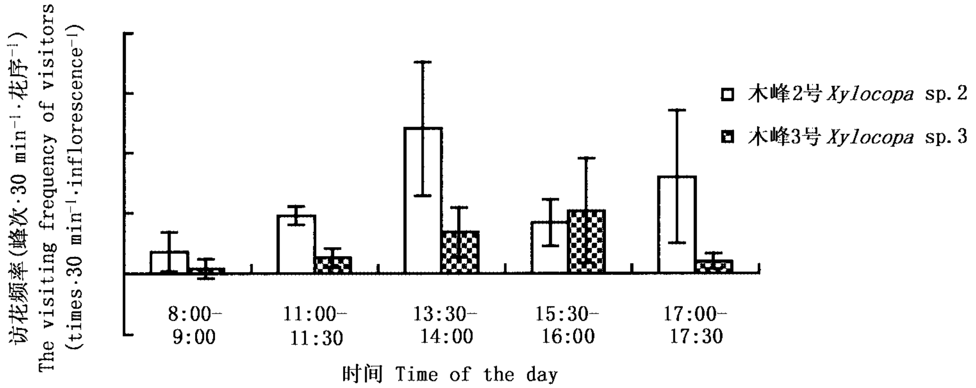

图**6** 草豆蔻传粉昆虫的访花频率(中国科学院华南植物园) (mean±sd, *n*=5)
Fig. 6. The visiting frequency of visitors to flowers of *Alpinia hainanensis* in South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences (mean±sd, *n*=5)

从表2看,无垫蜂、木蜂2号和木蜂3号均具有传粉作用,木蜂2号和木蜂3号的传粉效率较高,一次访花分别能给草豆蔻柱头带来约35.67和28.25粒花粉,两者的传粉效率差异不显著(t=0.6552,P=0.255),而无垫蜂因体形较小,一次访花仅给草豆蔻柱头带来约6.67粒花粉。小花蜂没有传粉作用,这可能是其体形太小,吸蜜时触不到柱头和花药,无法传粉,因此,它只是一个花蜜掠夺者。

表**2** 昆虫传粉效率(处女花柱头第一次受访后的花粉数)
Table 2 Comparison of the efficiency of pollination between the pollinators (The numbers of pollen grains in the stigma of the virgin flowers after being visited for the first time)

传粉者 Pollinator	首次访花后柱头上的花粉数 The numbers of pollen grains in the stigma of the virgin flowers after being visited for the first time	检测的花数 *n*	变异系数 *CF*
无垫蜂 *Ameglla* sp.	6.67±9.2	10	137.93
小花蜂5号 *Apide* sp. 5	0	10	0
木蜂2号 *Xylocopa* sp. 2	28.25±21.03	10	74.44
木蜂3号 *Xylocopa* sp. 3	35.67±28.99	10	81.27

2.6 不同授粉时间的结实率比较

实验结果表明,草豆蔻的自然结实率(中国科学院华南植物园)上举型(235朵花/7株)和下垂型(359朵花/10株)个体分别为40.73%和53.56%,差异显著(t=2.8868,P<0.05)。而两种表型去雄、去雌(去柱头)(各100朵花/10株)和完全套袋(各10株)的处理均不结实,表明草豆蔻不存在无融合生殖和主动自花授粉现象。在草豆蔻单花花期不同时间进行人工授粉(图7),

上举型个体在其柱头向上卷曲以前(8:30和12:00)进行人工异花授粉(♂下垂型),此时柱头处于授粉位置,其结实率分别为84.50%(38朵花/6株)和84.17%(34朵花/6株),两者差异不显著(t=0.0413,P=0.485);当其柱头卷曲向上位于花药上方以后(15:30)进行人工异花授粉(♂下垂型),此时柱头在自然状态下处于不可授粉的位置,其结实率下降至49.11% (32朵花/6株),与前者比较差异显著(t=2.6106,P<0.05);下垂型个体在其柱头卷曲向下以前(10:30和14:00)进行人工自花授粉,此时其柱头位于花药上方处于不可授粉的位置,其结实率分别为81.45%(37朵花/6株)和80.86%(40朵花/6株),两者差异不显著(t=0.0601,P=0.475);而当其柱头向下卷曲至花药下方以后(16:30)进行人工自花授粉,此时其柱头在自然状态下处于可接受花粉的位置,其结实率上升至87.22% (39朵花/6株),与前者比较,差异不显著(t=1.0344,P=0.150)。

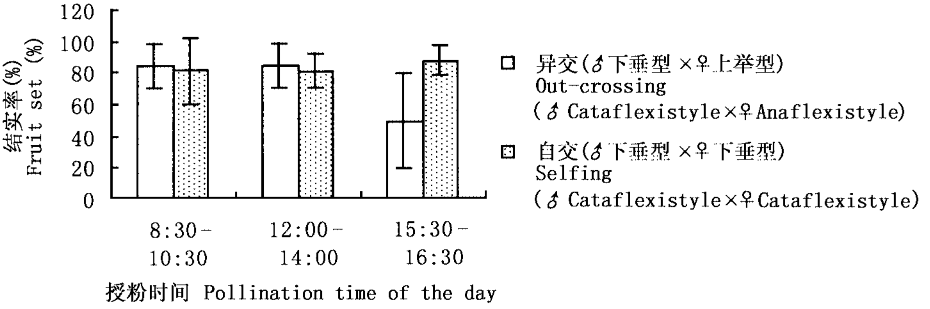

图7 不同授粉时间的结实率比较
Fig. 7. Comparison of fruit sets (%) at different pollination times.

3 讨论

草豆蔻和已报道的其他山姜属植物(李庆军等, 2001; Li et al., 2001; Li et al., 2002; Zhang et al., 2003)一样具有花柱卷曲性运动促进异交的机制,而自交和异交都具有较高的结实率,分别达87%和84%,两者无显著差异(t=0.3838,P=0.350),表明其不存在自交不亲和的现象。去雄、去雌(去柱头)和完全套袋的实验结果表明草豆蔻不存在主动自花授粉和无融合生殖现象。草豆蔻花凋谢后,上举型个体的柱头保持向上卷曲,位于花药上方(图1:C),不可能接触自身的花粉;而下垂型个体的柱头位于花药前方贴于唇瓣上(图1:D),有可能接触落在唇瓣上的自身的花粉,而花凋谢后2天内其柱头尚有较高的可授性,花粉亦保持一定的活性。因此,理论上草豆蔻的下垂型可能有滞后自交(Lloyd, 1992; Sakai, 1995; Kalisz et al., 1999)的生殖保障现象(Baker, 1955)。而完全套袋的实验结果表明草豆蔻中不存在滞后自交的现象。这些说明草豆蔻的繁育系统是异花授粉为主的交配系统。

李庆军等(2001; Li et al., 2001)发现,山姜属同一天开放的两种花型的柱头运动严格同步,无论什么条件下,没有一朵柱头上举型花的花药在同类的柱头全部上举到雄蕊上方以前开裂。我们在草豆蔻中的观察结果与其一致。虽然无论是上举型个体或下垂型个体的花柱运动均存在一些不同步的异常现象,甚至在同一花序上同一天开放花的花柱卷曲运动节律亦会出现不一致的异常情况。但无论同步与否,在上举型个体中,同一天开放花的花药开裂散发花粉均发生在同类个体的柱头全部上举到花药上方以后,这表明花药的开

裂时间与花柱运动节律未必有必然的联系,它们可能分别受不同的等位基因控制。其中的机理值得进一步探讨。

李庆军等(2001; Li et al., 2001)发现山姜属植物柱头下垂型个体花的柱头运动滞后于柱头上举型花约1 h。我们的观察结果亦表明,草豆蔻下垂型个体花的柱头卷曲运动明显滞后于上举型个体,滞后约2 h。这可能是下垂型个体避免同类型的花粉滞落(pollen carryover)在同类型花的柱头上的一种适应。因为传粉者从一朵花带走的花粉不一定全部或部分落置在下一个访问的花柱头上,而可能延期滞落。而有关的研究亦证实了花粉传递的延期滞落现象的存在(Schaal, 1980)。

Zhang等(2003)在云南草蔻*Alpinia blepharocalyx* K. Schum.中发现下垂型花比上举型花的花冠管和唇瓣大,认为这预示着下垂型花比上举型花有更多的花蜜量,同时他们发现下垂型个体花的单花花粉量和P/O值比上举型花多。而我们的结果刚好与此相反:草豆蔻上举型个体的花蜜分泌量和单花花粉量、P/O值比下垂型个体明显多,而两种表型个体的花蜜糖含量、氨基酸含量和胚珠数却相近或相等。Cruden(1977)认为P/O值是两性花植物中表示性比的有效方法,能够较好地反映繁育系统的基本类型。而Preston (1986)认为解释P/O值一定要考虑能源配置,而不是繁育系统。还有学者认为花粉胚珠比率能更直接地用性竞争结果来解释,在两性植物中雌雄性配置值达到一个适合度(Wyatt et al., 2000)。为了获得最佳的适合度,植物必须在资源配置上作出适应不同环境的调整。两性花植物性配置策略可对应于花粉胚珠比(Queller, 1984)。草豆蔻的上举型和下垂型个体的花粉量、P/O值存在较大的差异。这可能是因为上举型个体的花药开裂时间较迟(15:00以后),花粉散发时间较短(18:00以后基本没有昆虫访花)因而资源较大程度地配置在雄性功能上,增加花粉量,以缓解花粉散发时间的不足,来增加花粉输出量和提高传粉受精的机会。相对而言,下垂型个体由于花药开裂时间较早(约6:00),花粉散发时间较长,因而其资源在花粉方面的投资减少。相应地,上举型个体在花蜜分泌量的投资增加,以吸引传粉者,提高花粉的输出。因为昆虫所获得的食物能量要补偿访花所付出的能量(Henrich & Raven, 1972), 而花蜜是草豆蔻为访花者提供的最主要报酬,是最终的诱导物。植物在花上的资源投入主要是为了传粉,对胚珠的受精的影响较小(Queller, 1983; Bell, 1985; 张大勇,姜新华, 2001)。

草豆蔻上举型的单花花粉量、P/O值比下垂型的高,但胚珠数与下垂型的相近,我们在其他山姜属植物中亦发现相似的现象(另文发表)。这是否预示着两种表型之间存在不同性分化的倾向,这是一个值得探讨的问题。暂时性雌雄异株能够减少自交亲和的雌雄同株和两性花种类发生自交的可能性(Cruden & Hermann-Parker, 1977);而有花植物雌雄异株的起源与进化被认为是植物为了克服近交带来的后代适应性下降的选择结果(Darwin, 1877; Charlesworth & Charlesworth, 1978; Thomson & Barrett, 1981)。山姜属植物和豆蔻属植物中普遍存在花柱卷曲性运动的暂时性雌雄异株现象,而单性花和杂性花在山姜属中被发现(Smith, 1990)和雄花两性花同株(andromonoecy)、雌雄花序两型(sexual dimorphism of inflorescence)最近亦在豆蔻属被发现(Sakai & Nagamasu, 1998)。这些现象似乎预示着姜科植物的花柱卷曲性运动与雌雄异株之间存在某种联系。

在不同居群间,草豆蔻的访花昆虫种类基本相同,但主要的访花昆虫和传粉者却存在差异。野生状态下,海南甘什岭居群中,访花昆虫的访花频率很低,明显存在传粉昆虫不足

的现象。较稳定和访花频率相对较高的访花者主要是无垫蜂和小花蜂,但小花蜂体形太小,起不到传粉作用,因此草豆蔻的传粉者主要是无垫蜂和访花频率极低而传粉效率较高的木蜂3号。在中国科学院华南植物园居群中,昆虫的访花频率相对较高。其最频繁的访花者是木蜂2号和木蜂3号,它们均具有较高的传粉效率,是主要的传粉者。但在自然状态下,草豆蔻存在传粉者不足的现象。

致谢 本项目得到科技部基础研究重大项目前期研究专项(2001CCA00300)和中国科学院华南植物园所长基金资助。多位项目组成员,特别是李庆军博士在项目开展过程中提供有益的参考意见,特此致谢。

参 考 文 献

Baker H G. 1955. Self-compatibility and establishment after “long distance” dispersal. Evolution 9: 347-349.

Bell G. 1985. On the function of flowers. Proceedings of the Royal Society of London. B. 224: 223-265.

Charlesworth B, Charlesworth D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. The American Naturalist 112: 975-997.

Cruden R W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31: 32-46.

Cruden R W, Hermann-Parker S M. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism? Evolution 31: 863-866.

Cui X-L, Wei R-C, Huang R-F. 1996. A study on the breeding system of *Amomum tsaoko*. In: Wu T-L, Wu Q-G, Chen Z-Y eds. Proceedings of the Second Symposium on the Family Zingiberaceae. Guangzhou: Zhongshan University Press. 288-296.

Dafni A. 1992. Pollination Ecology, a Practical Approach. New York: Oxford University Press.

Darwin C. 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London: John Murray.

Henrich B, Raven P H. 1972. Energetics and pollination ecology. Science 176: 597-602.

Kalisz S, Vogler D, Fails B, Finer M, Shepard E, Herman T, Gonzales R. 1999. The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 86: 1239-1247.

Li Q-J (李庆军), Xu Z-F (许再富), Xia Y-M (夏永梅), Zhang L (张玲), Deng X-B (邓晓保), Gao J-Y (高江云). 2001. Study on the flexistyly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae). Acta Botanica Sinica (植物学报) 43: 364-369.

Li Q-J, Kress W J, Xu Z-F, Xia Y-M, Zhang L, Deng X-B, Gao J-Y. 2002. Mating system and stigmatic behavior during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). Plant Systematics and Evolution 232: 123-132.

Li Q-J, Xu Z-F, Kress W J, Xia Y-M, Zhang L, Deng X-B, Gao J-Y. 2001. Flexible style that encourages outcrossing. Nature 410: 432.

Lloyd D G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. International Journal of Plant Science 153: 370-380.

Preston R E. 1986. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. American Journal of Botany 73: 1732-1740.

Queller D C. 1983. Sexual selection in a hermaphroditic plant. Nature 305: 706-707.

Queller D C. 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. Evolution 38: 1148-1151.

Richards A J. 1997. Plant Breeding Systems. 2nd ed. London: Chapman & Hall.

Sakai S. 1995. Evolutionary stable selfing rates of hermaphroditic plants with competing and delayed selfing modes with allocation to attractive structures. Evolution 49: 557-564.

Sakai S, Nagamasu H. 1998. Systematic studies of Bornean Zingiberaceae: I. *Amomum* in Lambir Hills, Sarawak. Edinburgh Journal of Botany 55: 45-64.

Schaal B A.1980. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. Nature 284: 450-451.

Smith R M. 1990. *Alpinia* (Zingiberaceae): a proposed new infrageneric classification. Edinburgh Journal of Botany 47: 1-75.

Thomson J D, Barrett S C H. 1981. Selection for out-crossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. The American Naturalist 118: 443-449.

Wyatt R, Steven B B, Sara R L. 2000. Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. Systematic Botany 25: 171-180.

Zhang D-Y (张大勇) , Jiang X-H (姜新华). 2001. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报) 25: 130-143.

Zhang L (张玲), Li Q-J (李庆军). 2002. Flexistyly and its evolutionary ecological significance. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报) 26: 385-390.

Zhang L, Li Q-J, Deng X-B, Ren P-Y, Gao J-Y. 2003. Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistyly. Plant Systematics and Evolution 241: 67-76.